

УДК 576.895

**ДЕМОГРАФИЯ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ МОДЕЛИ  
КЛЕЩЕЙ РОДА IXODES С МНОГОЛЕТНИМИ  
ЖИЗНЕННЫМИ ЦИКЛАМИ**

© Ю. С. Балашов

Зоологический институт РАН,  
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034  
E-mail: tick@zin.ru  
Поступила 06.03.2012

На примере клещей *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus* рассмотрены важнейшие параметры, необходимые для создания популяционных моделей треххозяинных видов с многолетними жизненными циклами. У этих видов особи одного биологического возраста могут принадлежать к разным возрастным когортам, а их календарный возраст может отличаться на несколько месяцев или даже лет. Точная оценка календарного возраста отдельной особи затруднительна, и экстраполируется по ее возможному биологическому возрасту и принадлежности к определенной возрастной когорте природной популяции. Чтобы иметь прогностическую ценность, популяционная модель должна предсказывать одномоментное обилие активизировавшихся голодных особей всех трех фаз развития и вероятность встречи голодных клещей с хозяином в период подстерегания. Должна быть известна суточная смертность клещей на разных фазах развития и стадиях одной фазы (подстерегание, питание, подготовка к линьке, диапауза). Обилие подстерегающих голодных клещей в экосистеме определяется балансом между пополнением их популяции новыми особями, их отбором хозяевами, отмиранием клещей от истощения, поеданием их хищниками. К сожалению, пока достаточно точно известны лишь немногие из этих параметров.

**Ключевые слова:** иксодовые клещи, *Ixodes persulcatus*, *Ixodes ricinus*, обилие, популяционные модели, демография.

Иксодовые клещи поддерживают существование природных очагов многих трансмиссивных инфекций. Эти очаги представляют сложные многочисленные паразитарные системы, которые входят в состав экосистем более высокого ранга. Существование подобных очагов обеспечивается многосторонними взаимодействиями популяций клещей-переносчиков, патогенов (микроорганизмов) и позвоночных (носителей инфекции). Каждому из основных компонентов этой триады свойственны свои реакции на среду обитания (Балашов, 2009, 2010).

Степень риска инфицирования человека и диких позвоночных патогенами определяется особенностями популяционной структуры переносчи-

ка. Из популяционных параметров в циркуляции возбудителя важную роль играют суммарная численность клещей в очаге, процент инфицированных особей, обилие активных особей, подстерегающих прокормителя, длительность жизни голодных клещей, шансы встречи переносчиков с восприимчивыми к патогенам позвоночными.

Кровососущие двукрылые и иксодовые клещи в течение своего жизненного цикла проходят через ряд определенных фаз развития (яйцо, личинка, имаго), в которых особи подвержены влиянию различных факторов окружающей среды и по-разному на них реагируют. Соответственно для каждой из этих фаз характерны разные показатели выживаемости, миграции, а на имагинальной — также плодовитости.

Демографический подход в исследованиях популяций переносчиков стал одной из главных составляющих современных достижений в контроле численности кровососущих членистоногих и передаваемых ими инфекций (Randolph, 2004; Балашов, 2009). Наиболее детально эти процессы изучены у некоторых видов комаров, и на их основе построены математические популяционные модели (Black, Moore, 1995). У кровососущих двукрылых в основе возрастного анализа популяций лежит повторение нескольких гонотрофических циклов у самок одной генерации, а их временные рамки укладываются в один или реже несколько месяцев. Календарный и биологический возрасты имаго этих насекомых в значительной степени совпадают.

Популяционная модель треххозяинных видов иксодовых клещей должна предсказывать одномоментное обилие всех трех перекрывающихся стадий развития (личинки, нимфы и имаго), а эти показатели в первую очередь определяются спецификой демографических процессов. Для оценки демографии популяции особенно важны такие параметры, как суточная смертность на разных фазах развития и стадиях одной фазы (подстерегание, питание, подготовка к линьке, диапауза), одномоментное обилие активизировавшихся голодных личинок, нимф и имаго, вероятность встречи голодных клещей с хозяином в период подстерегания. К сожалению, пока достаточно полно исследованы лишь немногие из этих показателей, и это затрудняет построение математических моделей, особенно для многохозяинных видов с многолетними жизненными циклами.

Структура популяций клещей рода *Ixodes* отличается исключительной сложностью. Одна генерация включает 4 фазы развития (яйцо, личинка, нимфа, имаго). В свою очередь личиночная, нимфальная и имагинальная фазы разделены на стадии голодных, питающихся и напивавшихся особей. Каждая стадия развития образует отдельную гемипопуляцию, занимает свою микросреду обитания и специфично реагирует на весь набор биотических и абиотических факторов. Суммарное время питания всех 3 фаз развития иксодового клеща занимает не более 12—15 сут (по 3—6 сут у личинок и нимф, 6—10 сут у самок). Этими сроками ограничивается все их паразитическое существование. Непаразитический период жизни всех фаз развития может составлять несколько месяцев или даже лет (Балашов, 1998).

У иксодовых клещей в связи с независимым питанием и последующим развитием личинок, нимф и имаго календарный и биологический возрасты отражают разные процессы. Календарный возраст — понятие хронологи-

ческое и для отдельной особи он может определяться по срокам ее жизни после вылупления личинок из яиц, линьки личинок в нимф, нимф в имаго и последующей жизни взрослых особей. Правомочно определение календарного возраста и для каждой отдельной фазы развития. Календарный возраст имаго клеща соответствует времени его жизни после линьки из нимфы, а биологический возраст — потерям пищевых резервов и другими необратимыми изменениями в организме, наблюдающимися у голодающих особей. У иксодид с многолетними циклами календарный возраст имаго может достигать нескольких лет и варьировать в этих пределах среди особей одного поколения.

Раскрытие возрастного состава природных популяций иксодовых клещей возможно только при наличии адекватных методик определения календарного и биологического возрастов этих членистоногих. Большинство демографических исследований касается треххозяинных *Ixodes persulcatus* и *I. ricinus*. На каждой фазе развития эти клещи питаются однократно, и дальнейшее их существование зависит от пищевых резервов, накопленных в этот период. Сроки жизни голодных особей в зависимости от внешних факторов и в первую очередь температуры и влажности варьируют от нескольких месяцев до 1 года и более (Таежный..., 1985; Балашов, 1998). За это время голодающие клещи должны найти нового хозяина или погибнуть от истощения.

У таежного клеща *I. persulcaus* с многолетним жизненным циклом особи одного биологического возраста могут принадлежать к разным возрастным когортам, а их календарный возраст может отличаться на несколько месяцев или даже лет (Балашов, 1998, 2010). Точная оценка календарного возраста отдельной особи затруднительна и экстраполируется по ее возможному биологическому возрасту и принадлежности к определенной возрастной когорте природной популяции.

Соответственно существующие оценки демографического состава популяций опираются на относительные оценки биологического возраста голодных клещей. С этой целью были разработаны несколько методик определения биологического возраста голодающих особей. Первой была методика анатомо-гистологического определения возраста голодных клещей, которая позволила различать 4 последовательные стадии истощения (возраста) голодающих особей. Различия между возрастными группами основываются на степени заполнения отростков кишечника остатками крови, на количестве включений гемоглобина и гематина в пищеварительных клетках и на степени загрузки мальпигиевых сосудов гуанином. Описанный метод достаточно точен, но весьма трудоемок, так как требует использования гистологической техники (Балашов, 1961, 1962).

В дальнейшем эта методика определения возраста была усовершенствована и значительно детализировала первоначальную схему (Uspensky, 1995). Нами был предложен метод оценки возраста голодающих самок таежного клеща по видимым изменениям глубины краевой борозды и структуры поверхности кутикулы аллоскутума в процессе естественного старения. У голодных особей расходование пищевых резервов и содержания воды в организме приводит к постепенному уплощению туловища (идиосомы), заметному даже невооруженным глазом. В процессе старения обнаруживаются изменения в соотношении размеров спинного щитка (скуту-

ма) и растяжимой поверхности идиосомы (аллоскутума). Этот метод позволил визуально различать 2 группы живых клещей — недавно активизировавшихся и истощенных (Балашов и др., 2009).

Изменения внешнего облика голодающего клеща отражают динамику расходования пищевых резервов в его организме и в первую очередь жиров (Балашов, Григорьева, 2010). Качественная оценка содержания жира в жировом теле и кишечнике указывает на степень старения особи и соответственно на ее биологический возраст. В результате по состоянию запасов жиров возможно выделение 3 возрастных групп, отличающихся по срокам их жизни после линьки из напитавшихся нимф.

Чтобы иметь прогностическую ценность, популяционная модель должна предсказывать одномоментное обилие активизировавшихся голодных особей всех трех фаз развития и вероятность встречи голодных клещей с хозяином в период подстерегания. Для этого должны быть известны суточная смертность клещей на разных фазах развития и стадиях одной фазы (подстерегание, питание, подготовка к линьке, диапауза). Обилие подстерегающих голодных клещей в экосистеме определяется балансом между пополнением их популяции новыми особями, их отбором хозяевами, отмиранием клещей от истощения, поеданием их хищниками. К сожалению, пока достаточно точно известны лишь немногие из этих параметров.

Обилие подстерегающих голодных клещей в экосистеме определяется балансом между пополнением их популяции новыми особями, их отбором хозяевами, отмиранием клещей от истощения, поеданием хищниками. Для питающихся особей их численность в природе оценивают по индексам обилия и встречаемости. Обилие голодных клещей оценивают по их сборам на флаг, но при однократном учете этим методом удастся выявить не более 10 % особей. Значительная часть голодных клещей может находиться в неактивном состоянии в растительной подстилке или почве и не поддается учету.

Несмотря на близкий календарный возраст от времени окончания осенней линьки до гибели в течение единственного сезона активности, природные популяции состоят из особей нескольких генераций. К синхронной осенней линьке напитавшихся нимф в имаго приступают особи 3 разных когорт. В зависимости от сроков предшествующего развития они могут иметь возраст в 2, 3 и 4 года (Балашов, 1962, 1998; Uspensky et al., 2006).

Способность к длительному выживанию без пищи является одной из важнейших адаптаций голодающих клещей. При низких плотностях популяций шансы встречи паразита и хозяина невелики и увеличиваются за счет возможности длительного переживания инвазионной стадии в окружающей среде. Главными внешними факторами, ограничивающими сроки жизни голодных клещей, являются температура и влажность воздуха в их местообитаниях. В наименьшей степени устойчивы к низкой влажности нимфы и особенно личинки, а в наибольшей — имаго (Балашов, 1998, 2010).

Максимальные сроки жизни голодных особей в их естественных местообитаниях существенно длиннее средних величин для популяции и относятся к части клещей, не сумевших встретиться с хозяином до своей гибели. Они определяются временем истощения главного пищевого резерва

(жира), полученного от предшествующей стадии развития (Балашов, 1998; Randolph, 2004).

Продолжительность жизненных циклов клещей в природе зависит от климатических особенностей региона, и на севере она много больше, чем на юге. Прямая зависимость сроков развития напивавшихся особей от температуры отсутствует из-за возможного возникновения диапаузы при изменениях длины светового дня, температурного режима и физиологического возраста клещей. Благодаря диапаузе клещи переживают неблагоприятные условия зимовки и достигается синхронизация активности голодных особей разных возрастных когорт.

Достаточно полно эти экологические особенности изучены у клещей *Ixodes ricinus* и *I. persulcatus* и для этих видов возможно моделирование особенностей их природных популяций. При значительном экологическом сходстве лесной и таежных клещи обнаруживают и значительные различия в требованиях к условиям среды. Для этих видов известно их распространение внутри занимаемых ландшафтов, особенности локальных местообитаний, численность, особенности жизненного цикла, сезонная динамика и возрастной состав популяций, взаимоотношения между клещами и их хозяевами, участие в циркуляции патогенов в их природных очагах.

У *I. ricinus* жизненные циклы в зависимости от климата могут варьировать от 3- до 6-летних. Зимовка возможна на всех фазах развития в голодном и напивавшемся состоянии. Благодаря факультативности диапаузы в южных частях ареала развитие при благоприятных условиях может завершиться за 2 года (Randolph, 2004). На севере для завершения развития каждой из фаз может потребоваться по 2 года. Наблюдается 5—6-летний цикл развития (Балашов, 1998).

В Южной Европе имаго *I. ricinus* активны в осенне-зимне-весенний сезоны непрерывно или с кратковременным прекращением во время сильных похолоданий. В умеренном климате Западной, Центральной и Восточной Европы активность имаго возможна весной, летом и осенью. Весенний и осенний периоды активности обычно характеризуются максимумами численности, а летом возможно ее снижение. В Карелии у северной границы ареала у имаго наблюдается только один короткий весенне-летний период активности. У личинок и нимф в странах с умеренным климатом активность продолжается весь теплый сезон с разной степенью выраженности весеннего и осеннего пиков (Gigon, 1985; Gray, 1991; Craine et al., 1995; Kurtenbach et al., 1995; Talleklint, Jaenson, 1996; Randolph, 2004).

Сезонность активности *I. ricinus* регулируется морфогенетической диапаузой на фазах яйца, напивавшихся личинок, нимф и самок. Поэтому линька напивавшихся особей происходит в основной массе во второй половине лета и осенью. Важную роль в синхронизации активности имеет факультативная поведенческая диапауза у голодных особей. Она контролируется фотопериодическими условиями и определяет соотношение между частями популяции, активизировавшимися в сезон линьки или только после зимовки (Белозеров, 1981). Благодаря поведенческой диапаузе голодные особи *I. ricinus* на всех фазах могут переживать до 1 года и более, тогда как сроки жизни активизировавшихся клещей — около 2 месяцев (Gray, 1991; Randolph, 2004).



Клещ *I. persulcatus* в таежных лесах Восточной Европы и Азии обладает 3—6-летним циклом развития. Активность голодных имаго начинается весной сразу со сходом снега и продолжается до середины лета. Имаго происходят от нимф, перелинявших осенью прошлого года и находившихся в состоянии осенне-зимней облигатной диапаузы. Личинки и нимфы активны на протяжении всего теплого сезона и могут активироваться сразу после вылупления из яиц или линьки во второй половине лета или после зимовки. У личинок и нимф диапауза факультативна, соответствует нормам длиннодневной фотопериодической реакции и предотвращает линьку особей, напитавшихся во второй половине лета. Напитавшиеся самки и отложенные осенью яйца не способны к зимовке и погибают. Предполагают, что у голодных имаго поведенческая диапауза облигатна и предотвращает осеннюю активность клещей (Белозеров, 1981, 1998; Коротков, Кисленко, 1991).

За 1 год у таежного клеща возможно завершение развития только 1 фазы жизненного цикла и для завершения жизненного цикла требуется не менее 3 лет. В случае повторных зимовок части личинок и нимф, наблюдающихся в условиях холодного лета, особенно в северной части ареала, жизненный цикл удлиняется до 4—6 лет. Продолжительность жизненного цикла значительно варьирует не только в разных частях ареала, но и для особей одной и той же популяции (Таежный..., 1985).

Численность клещей определяется многими факторами и существенно различается в разных типах очагов. Таежный и лесной клещи обладают высокой плодовитостью, и напитавшиеся самки откладывают от 1500 до 3000 яиц. За время развития одного поколения большая часть потомства погибает. Гибель клещей происходит на протяжении всего жизненного цикла, но в разной степени на разных стадиях развития. У клещей *I. ricinus* в условиях Англии стадии голодных взрослых достигает менее 90—95 % потомства, а стадии напитавшихся и отложивших яйца самок — менее 1 % (Randolph, Craine, 1995).

В темнохвойно-лиственных лесах Красноярского края численность голодных взрослых *I. persulcatus* после зимовки составляла в разные годы 660—1505 особей на 1 га. Из них прокармливалось 6—15 самок, которые откладывали 15 000—37 500 яиц. Из этих яиц выплывало от 7.6 до 32.5 тыс. личинок на 1 га. Количество напитавшихся личинок варьировало от 8 до 25 тыс., которые производили 8—23 тыс. нимф. Количество напитавшихся нимф составляло 1730—2360, из них до наступления зимы успевало перелинять 840—2030 взрослых клещей (Коротков, Кисленко, 2001, 2002).

В жизненном цикле клещей наибольшие колебания численности наблюдаются у личинок, а наименьшие — у имаго. В условиях Англии годовые колебания численности *I. ricinus* невелики. За 4 года наблюдений максимальное количество голодных личинок на учетных площадках в 100 м<sup>2</sup> было около 1500 особей, нимф — 300—700 и самок — 20—40 (Randolph, 2004). В России численность взрослых *I. persulcatus* может изменяться в разные годы в 4—8 раз и более. Выявлены закономерные 3—4-летние колебания и изменения с 10 летними и большими амплитудами. Годы с высокой численностью клещей часто следуют за годами с пиковой численностью их хозяев — мелких млекопитающих.

Внутри природных очагов одной экосистемы годовые колебания численности клещей выражены слабее, чем таковые у их хозяев. В отдельных регионах обнаружены более значительные трендовые изменения численности, связываемые с климатическими факторами (Таежный..., 1985; Коротков, 1998; Коренберг и др., 2002). Стабильной численности клещей благоприятствуют многолетние циклы развития, разновозрастной состав природных популяций и видовое разнообразие основных и дополнительных прокормителей.

Возможны 2 главных механизма регуляции численности клещей. Один из них связан с многообразными воздействиями окружающей среды и в первую очередь температуры и влажности на свободноживущие стадии. Известны многочисленные случаи гибели голодных и напивавшихся особей при засухах, пожарах или затоплениях. В подобных случаях доля погибших клещей не зависит от численности клещей и их прокормителей.

Способность к длительному выживанию без пищи является одной из важнейших адаптаций голодающих клещей. При низких плотностях популяций шансы встречи паразита и хозяина невелики и увеличиваются за счет длительного переживания инвазионной стадии в окружающей среде. Главными внешними факторами, ограничивающими сроки жизни голодных клещей, являются температура и влажность воздуха в их местообитаниях. В наименьшей степени устойчивы к низкой влажности нимфы и особенно личинки, а в наибольшей — имаго.

Максимальные сроки жизни голодных особей в их естественных местообитаниях существенно длиннее средних величин для популяции и относятся к части клещей, не сумевших встретиться с хозяином до своей гибели. Они определяются временем истощения главного пищевого резерва (жира), полученного от предшествующей стадии развития (Балашов, 1998; Randolph, 2004).

Второй механизм действует на стадии питания и зависит от обилия паразитов. Отношение числа успешно напивавшихся клещей к общему числу особей, попавших на тело хозяина, представляет итог взаимодействия многих факторов, среди которых первостепенное значение имеют «противоклещевые» реакции хозяина от простого механического самоочищения до комплекса иммунных реакций.

Одним из механизмов регуляции численности является агрегированный тип распределения питающихся иксодовых клещей внутри популяции хозяев, действующий по принципу обратной связи. При высокой численности паразита немногие особи популяции хозяина, особенно сильно подверженные заклещевлению, не могут выдержать инвазию и погибают. Однако вместе с ними гибнут и не закончившие питание клещи, могущие составлять значительную долю всей популяции. В результате стабильность паразитарной системы может поддерживаться в сбалансированном состоянии при умеренной плате хозяев за «паразитарный груз».

Стабильность паразитарной системы, по нашему мнению, обеспечивается сложным комплексом паразито-хозяинных взаимодействий на стадии питания. Одним из результатов подобных взаимодействий является сенсбилизация позвоночного животного антигенами слюны клеща и развитие состояния резистентности. В естественных условиях главные хозяева, несмотря на постоянный контакт с клещами, не обладают абсолютной устой-

чивостью, так что часть клещей может успешно завершить питание и на сенсibilизированных особях. С другой стороны, значительная часть популяции хозяина может быть слабо поражена этими паразитами и благодаря агрегированному распределению большая часть клещей может прокармливаться на немногих особях хозяина.

Подобные равновесные состояния свойственны естественным экосистемам. В экосистемах, подвергнутых антропогенной трансформации или экологическому стрессу, механизмы взаимной регуляции численностей партнеров по паразитарной системе нарушаются. Некоторые виды иксодид, приспособившиеся к новым условиям существования, к питанию на скоте или на немногих видах диких животных, могут достигать необычных для природы уровней численности. В результате они могут вызывать падеж или причинять существенный ущерб здоровью новых прокормителей. Неблагоприятная ситуация часто усугубляется слабыми иммунными реакциями у завозных животных против местных видов паразитов.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 11-04-00521-а).

#### Список литературы

- Балашов Ю. С. 1961. Динамика запасных питательных веществ и определение возраста у голодных иксодовых клещей. Зоол. журн. 40: 1354—1363.
- Балашов Ю. С. 1962. Определение физиологического возраста и возрастной состав голодных самок *Ixodes ricinus* и *Ixodes persulcatus* в Ленинградской области. Мед. паразитол. 1: 47—55.
- Балашов Ю. С. 1998. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб.: Наука. 287 с.
- Балашов Ю. С. 2009. Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. СПб.: Наука. 357 с.
- Балашов Ю. С. 2010. Значение популяционной структуры иксодовых клещей (Ixodidae) для поддержания природных очагов инфекций. Зоол. журн. 89: 18—25.
- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А., Леонович С. А. 2009. Определение биологического возраста самок таежных клещей (*Ixodes persulcatus*) по изменениям формы тела и поверхности кутикулы. Паразитология. 43: 433—436.
- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А. 2010. Оценка биологического возраста самок таежного клеща (*Ixodes persulcatus* : Ixodidae) по изменениям запасов жира в организме. Паразитология. 44 (4).
- Белозеров В. Н. 1981. Экологические ритмы у иксодовых клещей и их регуляция. Паразитол. сб. 1981. 30: 22—45.
- Белозеров В. Н. 1998. Участие двухступенчатой фотопериодической реакции в регуляции развития диапаузы у нимф таежного клеща *Ixodes persulcatus*. Зоол. журн. 77: 885—890.
- Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. И. 2002. Оценка абсолютной численности взрослых *Ixodes persulcatus* по результатам учета на флаго-час (Ixodidae). Паразитология. 36: 21—25.
- Ковалевский Ю. В., Коренберг Э. П., Горелова Н. Б. 2004. Многолетняя динамика эпизоотологического процесса природных очагов иксодовых клещевых боррелиозов в горнотаежных лесах Среднего Урала. Паразитология. 38: 105—121.



- Коренберг Э. И., Горелова Н. Б., Ковалевский Ю. В. 2002. Основные черты природной очаговости иксодовых клещевых боррелиозов в России. *Паразитология*. 36: 177—191.
- Коротков Ю. С. 1998. Циклические процессы в динамике численности таежного клеща и их связи с погодными и климатическими условиями. *Паразитология*. 32: 21—31.
- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 2001. Демографическая структура популяции таежного клеща в долинных темнохвойных лесах Кемчугского нагорья по состоянию на 1986—1991 гг. *Паразитология*. 35: 265—274.
- Коротков Ю. С., Кисленко Г. С. 2002. Причины колебаний демографической структуры таежного клеща (Ixodidae) в темнохвойно-лиственных лесах Кемчугского нагорья. *Паразитология*. 36: 345—355.
- Соколова М. И. 2007. Репродуктивная физиология и генетика репродукции кровососущих комаров (Diptera: Culicidae). В кн.: «Научно-практическое руководство по малярии (эпидемиология, систематика, генетика)». Томск. С. 186—228.
- Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): морфология, систематика, экология, медицинское значение / Под ред. Н. А. Филипповой. 1985. Л. 416 с.
- Black IV W. C., Moore C. G. 1995. Population biology as a tool for studying vector-borne diseases. In: *The biology of disease vectors*. Colorado. P. 393—416.
- Craine N. G., Randolph S. E., Nuttall P. A. 1995. Seasonal variation in the role of grey squirrels as hosts of *Ixodes ricinus*, the tick vector of the Lyme disease spirochaete, in the British woodland. *Folia Parasitologica*. 42: 73—80.
- Gigon F. 1985. *Biologie d'Ixodes ricinus* L. sur le Plateau Suisse. Neuchatel. 238 p.
- Gray J. S. 1991. The development and seasonal activity of the tick *Ixodes ricinus* — a vector of Lyme borreliosis. *Rev. Med. Vet. Entomol.* 79: 323—333.
- Kurtenbach K., Kampen H., Dizij A., Arndt S., Seitz H. M., Schaible U. E., Simon M. M. 1995. Infestation of rodents with larval *Ixodes ricinus* (Acari: Ixodidae) is an important factor in the transmission cycle of *Borrelia burgdorferi* s. l. in German Woodlands. *Journ. Med. Entomol.* 32(6): 807—817.
- Randolph S. E. 2004. Tick ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid tick vectors. *Parasitology*. 129: 37—65.
- Talleklint L., Jaenson T. G. T. 1996. Relationship between *Ixodes ricinus* density and prevalence of infection with *Borrelia*-like spirochetes and density of infected ticks. *Journ. Med. Entomol.* 33: 805—811.
- Uspensky I. 1995. Physiological age of ixodid ticks: aspects of its determination and application. *Journ. Med. Entomol.* 32: 751—764.
- Uspensky I., Kovalevskii Y. V., Korenberg E. I. 2006. Physiological age of field-collected female taiga ticks, *Ixodes persulcatus* (Acari: Ixodidae), and their infection with *Borrelia burgdorferi* sensu lato. *Exper. Appl. Acarol.* 38: 201—209.

#### DEMOGRAPHY AND POPULATION MODELS OF TICKS OF THE GENUS IXODES WITH LONG-TERM LIFE CYCLES

Yu. S. Balashov

**Key words:** ticks, *Ixodes persulcatus*, *Ixodes ricinus*, abundance, population models, demography.

#### SUMMARY

The most important parameters necessary for the creation of population models for threehost species with long-term life cycles are discussed with an example of ticks *Ixodes persulcatus* and *I. ricinus*. In these species, specimens of the same biological age may be-

long to different age cohorts and their calendar age may differ by several months or even years. Accurate estimation of the calendar age of separate individuals is difficult; it is based on the extrapolation by its possible biological age and by belonging to the certain age cohort of a natural population. Population models that can predict simultaneous abundance of activated hungry specimens of all the three developmental stages and probability of host-finding in hungry ticks during questing period possess the prognostic value. Daily mortality of ticks of different developmental stages and phases of each stage (questing, feeding, preparation for molting, and diapause) must also be known. The abundance of questing hungry ticks in the ecosystem is determined by the balance between recruitment of the population with new individuals, their selection by hosts, dying of ticks from starvation, and consumption of ticks by predators. At present, unfortunately, only some of these parameters are known rather sufficiently.

---